Vestnik zoologii, **31**(4): 29–41, 1997

УДК 599.323.4

РЕВИЗИЯ МЫШЕЙ РОДА *APODEMUS* (RODENTIA, MURIDAE) СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

С. В. Межжерин

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина

Получено 10 июня 1996

Ревізія мишей роду *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Північної Євразії. Межжерін С. В. — Систематична ревізія роду *Apodemus* Північної Євразії здійснена за даними морфології та біохімічного генного маркування з акцентом на лісових мишей роду *Sylvaemus*. Як результат цього дослідження відокремлюються три роди *Apodemus, Alsomys* та *Sylvaemus В межах Sylvaemus* визначаються два підроди (*Sylvaemus* s. str. та *Karstomys*) та три групи видів: *S. (Sylvaemus) sylvaticus, (S.) tauricus, (S. tauricus* та *S. ponticus), S. uralensis (S. uralensis, S. kastschenkoi, S. pallipes)* та види *S. aplicola, S. hyrkanicus, S. arianus*. Підрід *Karstomys* представлений щонайменше двома вікаруючими видами: передньоазіатським *S. (Karstomys) mystacinus* та балканським *S. epimelas*. Концепції та критерії виду, а також загальні проблеми таксономії дискутуються з позиції їх приналежності до роду *Apodemus*.
Ключові слова: еволюційна концепція виду, систематика, Muridae, *Apodemus*.

Revision of Mice Genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae) of Nothern Eurasia. Mezhzherin S. V. — Systematical revision of the genus *Apodemus* auc. of the Northern Eurasia was realised on the basis of morphology and biochemical genetic variation data with accent upon systematics of the Western Palearctic wood mice subgenera *Sylvaemus*. As result of the investigation is a genera distinctness of the following taxa: *Apodemus, Alsomys* and *Sylvaemus*. Within genus *Sylvaemus* was recognised two subgenera (*Sylvaemus* s. str. and *Karstomys*) with the following taxa of species level: *S. (S.) alpicola, S. (S.) arianus, S. (S.) hyrcanicus, S. (S.) sylvaticus, S. (S.) tauricus, S. (S.) ponticus, S. (S.) uralensis, S. (S.) kastschenkoi, S. (S.) pallipes* and two allopatric species of the subgenus *Karstomys*: the Front Asian allospecies — *S. (Karstomys) mystacinus* and the Balkanian one — *S. epimelas*. The species concepts and criteria and also general problems of taxonomy discuss from view of point of *Sylvaemus* systematics.
Key words: evolutionary species concepts, systematics, Muridae, Apodemus.

Традиционная неразработанность диагностики и системы лесных и полевых мышей рода *Apodemus* Kaup, 1829 привела к повышенному интересу к этой группе и соответствующему числу исследований, выполненных в последнем десятилетии на современном генетическом уровне, на материалах из Европы (Межжерин, 1987, 1990; Behmendi et al., 1980; Csaikl, 1983; Csaikl et al, 1980; Gemmeke 1980, 1983; Nascetti, Filippucci, 1984; Gebczynski et al., 1986; Britton-Davidian et al., 1991; Vogel et al., 1991; Hartl et al., 1992; Nadjafova et al., 1993) и Азии (Воронцов и др., 1989, 1992; Наджафова, 1989; Козловский и др., 1990; Межжерин, 1990, 1996; Межжерин, Зыков, 1991; Межжерин, Михайленко, 1991; Межжерин и др., 1992; Darviche et al., 1979; Gemmeke, Niethammer, 1982; Filippucci et al., 1989; Saitoh et al., 1989; Bulatova et al., 1991; Filippucci 1993). В результате была по существу проведена ревизия этого рода, заключающаяся: во-первых, в обосновании родовой самостоятельности западно- и восточнопалеарктических подродов *Sylvaemus* и *Apodemus* (Межжерин, Зыков, 1991; Межжерин, 1992; Iskandar, Bonhomme, 1984); во-вторых, в увеличении объема рода *Sylvaemus* более чем в два раза с последующей таксономической ревизией и пересмотрами ареалов классических видов: *Sylvaemus sylvaticus* и *S. flavicollis* (Межжерин, Загороднюк, 1989; Межжерин, Михайленко, 1991; Воронцов и др., 1992; Межжерин, Лашкова, 1992; Storh, Lütt, 1989;

Filippucci et al., 1989; Vogel et al., 1992). Тем не менее, систематика лесных мышей воспринимается неоднозначно. Это обусловлено: во-первых, частичным неприятием классическими зоологами молекулярно-генетических методов таксономического анализа; во-вторых, отсутствием единого мнения даже у специалистов, занимающихся генетическими исследованиями (Орлов и др., 1996), относительно ранга тех или иных форм. Несмотря на существенный прогресс, неопределенность восприятия группы нашла свое отражение в последних сводках по систематике млекопитающих (Громов, Ербаева, 1995; Павлинов и др., 1995; Musser, Carleton, 1992), где, за исключением работы Павлинова с соавторами (1995), признается старая родовая схема, а объем рода не стабилен. Очевидно, что новизна разработок, а потому дискуссионность системы лесных мышей требует обобщающих работ, в которых будут объединены как данные генетических исследований, так и классические морфологические описания. Кроме того, возникли и объективные трудности, связанные с иерархичной структурой таксонов даже видового уровня.

Замечания по идеологии исследования. Современная систематическая биология располагает как минимум тремя этапными концепциями вида (Майр, 1968; Cracraft, 1983; McKitrik, Zink, 1988; O'Hara, 1994 и др.). Это: типологическая концепция, основанная на наличии признаков, делающих однозначным диагноз; биологическая — на репродуктивной изоляции в природе; эволюционная, рассматривающая вид в качестве единицы филума. В качестве ключевого критерия в последней концепции рассматривается фиксация альтернативных аллелей у симпатрических или аллопатрических форм. Фиксация альтернативных аллелей возможна в случае репродуктивной изоляции географических форм на протяжении действительно исторически значимого периода времени. Следует подчеркнуть, что содержание упомянутых выше концепций близко по смыслу, так как еще Э. Майр (1968), дав определение "вид — генетическая прерывистость", в сущности объединил три подхода, поскольку генетическая дискретность, с одной стороны, *отражается* в качественных различиях генных пулов, со второй, *поддерживается* репродуктивной изоляцией, с третьей, *формируется* как этап исторического процесса. При этом на практике используется типологический подход. Традиционным орудием исследований типолога является морфология, однозначность признаков которой исчезает на уровне так называемых видов-двойников (Майр, 1968). Возникает необходимость перехода к признакам, характеризующихся: 1) строгим наследованием, а потому надежной диагностикой индивидуальной и межвидовой изменчивости; 2) стабильностью фенотипического проявления признаков в онтогенезе; 3) независимым варьированием, поскольку при многомерном подходе возникает необходимость анализа именно таких признаков. Перечисленные особенности — свойства реальной дискретности, которая диагностирует совокупность особей, отражают их историческую реальность как таксона и, соответственно, репродуктивную изоляцию от близких форм на протяжении исторического периода. Реальными признаками, диагностирующими генетическую дискретность, являются биохимические генные маркеры (Алтухов, 1993), на уровне которых отражается видоспецифичность изменчивости белков.

В основе реконструкции филогенетических взаимоотношений лежит количественная оценка степени генных замещений, представляющая собой долю общих для сравниваемых видов аллелей. Этот показатель в конечном счете обеспечивает выход на возраст эволюционной дивергенции таксонов (Nei, 1975; Межжерин и др., 1995 и др.). Так, минимальные фиксированные генные различия, затрагивающие обычно 3—10% от числа исследуемых локусов, наблюдаются между замещающими видами и в значениях стандартной генетической дистанции (Nei, 1975) составляют 0,05—0,10, что соответствует геологическому периоду среднего плейстоцена (0,25-0,5 млн. лет). Генетические дистанции между симпатрическими видами колеблются в пределах D=0,15-0,4. Такой уровень генной дифференциации попадает на ранний плейстоцен — эуплейстоцен (0,75-2,0 млн. лет). Родовой уровень обычно заключен в пределах D=0,8-1,2, что составляет период плиоцена (от 4 до 6.0 млн. лет).

Генетическая дифференциация мышей Палеарктики. Анализ генетических взаимоотношений представителей семейства мышей Палеарктики (Межжерин, 1997) позволил выделить следующие группировки родового ранга, дивергенция которых произошла в плиоцене (рис. 1): домовые мыши — *Mus*; лесные мыши — *Sylvaemus*, полевые мыши — *Apodemus*, восточноазиатские мыши — *Alsomys*, мыши-малютки — *Micromys* и крысы — *Rattus*. Таксономические выделы этого уровня эволюционно-генетической дивергенции традиционно имеют надежный морфологический диагноз. Следует выделить возможно принципиальный в систематике мышей признак — число корней на верхних коренных зубах, который надежно маркирует родовой уровень дифференциации таксонов. У всех известных представителей подрода *Sylvaemus* и *Karstomys* число корней составляет 4(5):4:3, у *Apodemus agrarius* — 4:4:2; у *Alsomys* — 3:3:3; у *Mus* — 3:3:3; у *Micromys* — 5:4:3 и у *Rattus* — 5:4:3 соответственно.

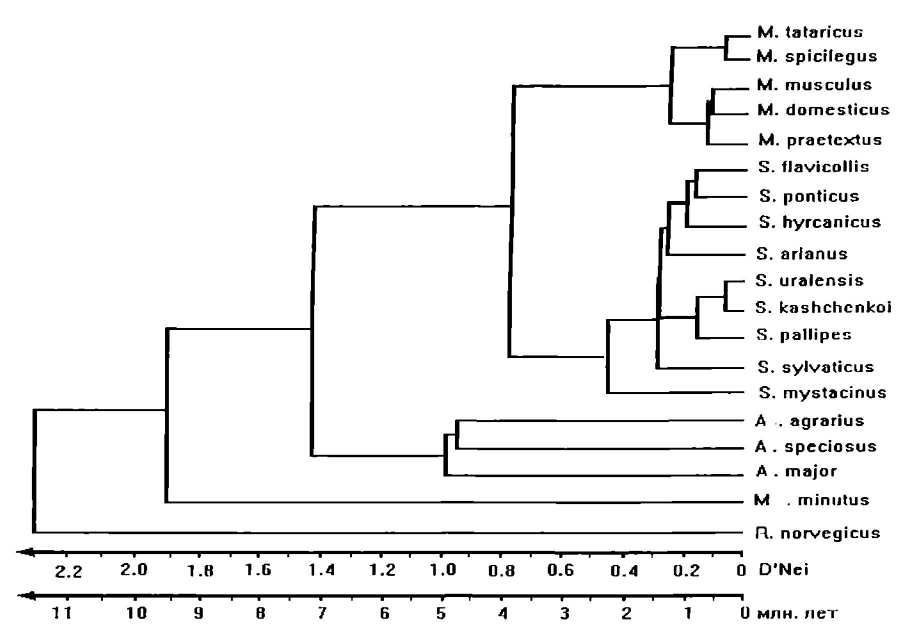


Рис. 1. Фенограмма генетических дистанций между основными филетическими линиями мышей Северной Евразии.

Fig. 1. UPGMA phenogramme of genetic distances (D'Nei) between the mice family species of Palearctic region

Систематика лесных мышей Северной Евразии

Род *Apodemus* Kaup, 1829 — полевые мыши

Тип рода: *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771)

Диагноз. Мелкие глаза, короткая ступня, четыре пары сосков, число корней на M^1:M^2:M^3=4:4:2 соответственно. Гребни на лобных костях хорошо развиты.

В роде два вида. На территории бывшего СССР обитает только один.

Apodemus agrarius (Pallas, 1771) — полевая мышь

Mus agrarius Pallas, 1771; *Mus agrarius mantchuricus* Thomas, 1898; *Apodemus agrarius karelicus* Ehrstrom, 1914; *Apodemus agrarius ognevi* Johanses, 1923; *Apodemus agrarius septentrionalis* Ognev, 1924; *Apodemus agrarius nikolskii* Migulin, 1927; *Apodemus agrarius caucasicus* Argyropulo, 1930; *Apodemus agrarius volgensis* Ognev, 1940; *Apodemus agrarius tianshanicus* Ognev, 1940.

Диагноз. На спине вдоль позвоночника четко очерченная темная полоса.

Географическое распространение. Центральная и Восточная Европа от Карелии (на севере) до Северного Кавказа (на юге), Северная Киргизия, Западная Сибирь, включая Алтай, юг Дальнего Востока, Корейский п-ов, Китай (кроме центральных районов).

Род *Alsomys* Dukelski, 1928 — восточноазиатские мыши

Тип рода: *Alsomys major* (Radde, 1862)

В роде предполагается 6 видов (Павлинов и др., 1995; Musser, Carleton, 1994). Из них на территории бывшего СССР обитает только *A. major* и *A. speciosus*.

Диагноз. Крупные глаза, длинная ступня, четыре пары сосков, число корней на M^1:M^2:M^3=3:3:3. Гребни на лобных костях намечены.

Замечания по систематике. Представители двух восточнопалеарктических родов *Alsomys* и *Apodemus* имеют явное родство, что находит отражение как на генетическом (Межжерин, Зыков, 1991), так и морфологическом уровне (число сосков, форма носовых костей, тенденция к образованию гребней на теменных костях). Все это дает основание для их будущего объединения в надродовой таксон ранга трибы.

Alsomys major (Radde, 1862) — восточноазиатская мышь

Mus sylvaticus major Radde, 1862; *Mus tscherga* Kastchenko, 1899; *Micromys speciosus peninsulae* Thomas, 1906; *Micromys speciosus giliacus* Thomas, 1907; *Apodemus nigritalus* Hollister, 1913; *Apodemus praetor* Miller, 1914; *Sylvimus sylvaticus majusculus* Turov, 1924; *Mus (Alsomys) major rufulus* Dukelsky, 1928.

Замечания по таксономии. Поскольку восточноазиатская мышь выводится из рода *Apodemus*, то преоккупация видового названия *Alsomys major*, ранее признаваемая (Виноградов и др., 1936; Воронцов и др., 1977; Павлинов, Россолимо, 1987), должна считаться недействительной, так как название, данное Палласом, относится к представителю рода *Sylvaemus*. Следующим старшим пригодным названием по отношению к ныне действующему следует считать *A. tscherga*, которое, как традиционно считалось, дано по сборной серии. Подробный анализ описания типовой серии (Кузнецов, 1932) однозначно показал, что это выборка восточноазиатских мышей разного возраста.

Диагноз. Окраска меха спины с доминированием темно-бурых тонов. На задней ступне шесть мозолей.

Географическое распространение. Юг Западной Сибири (Алтай), Новосибирская и Томская области, Забайкалье, южная Якутия, Приамурье, Приморье, Корейский п-ов, Китай, Сахалин, Хоккайдо.

Alsomys speciosus (Temmink, 1845) — японская или красная мышь

Mus speciosus Temminck, 1845; *Micromys speciosus ainu* Thomas, 1906; *Micromys speciosus navigator* Thomas, 1906.

Диагноз. Окраска меха спины с явным доминированием ярко-рыжих тонов. На задней ступне пять мозолей.

Замечание по систематике. Ранее, Н. Н. Воронцовым с соавторами (1977), 46-хромосомная форма южной части о-ва Хонсю была выделена в качестве самостоятельного вида *Apodemus navigator* Thomas, 1906. Биохимическое генное маркирование 46–48-хромосомных форм севера и юга о-ва Хонсю (Saitoh et al., 1989) установило их генетическую идентичность и, следовательно, конспецифичность.

Географическое распространение. О-ва Кунашир, Хоккайдо, Хонсю.

Род *Sylvaemus* Ognev, 1924 — лесные мыши
Тип рода: *Sylvaemus uralensis* (Pallas, 1811)

В роде два подрода и не менее 11 видов. В фауне бывшего СССР два подрода и 9 видов.

Диагноз. Крупные глаза, длинная ступня и высокое ухо, три пары сосков, лобные кости без гребней, число корней на M^1:M^2:M^3= 4(5):4:3 соответственно.

Подрод *Sylvaemus* Ognev, 1924
Sylvaemus sylvaticus (Linnaeus, 1758) — лесная мышь

Mus sylvaticus Linnaeus, 1758; *Sylvimus sylvaticus charkovensis* Migulin, 1936; *Sylvaemus silvaticus vohlynensis* Migulin, 1938;

Замечания по таксономии. В связи с пересмотром видового ареала и широким распространением *S. uralensis* в Прибалтике (Загороднюк, Межжерин, 1992) возник вопрос о применимости видового названия "*sylvaticus*", данного К. Линнеем лесным мышам Скандинавии, к европейской лесной мыши. Анализ ключевых морфологических признаков черепа у серии лесных мышей из Швеции (Межжерин, 1996), хранящихся в Зоологическом музее Московского госуниверситета, подтверждает идентичность лесной мыши Скандинавии с видом, традиционно именуемым *S. sylvaticus* L.

Диагноз. Длина тела и головы обычно до 100 мм (очень редко до 105 мм). Хвост короче тела. Длина ступни 19–22 мм. У большинства мышей вы-

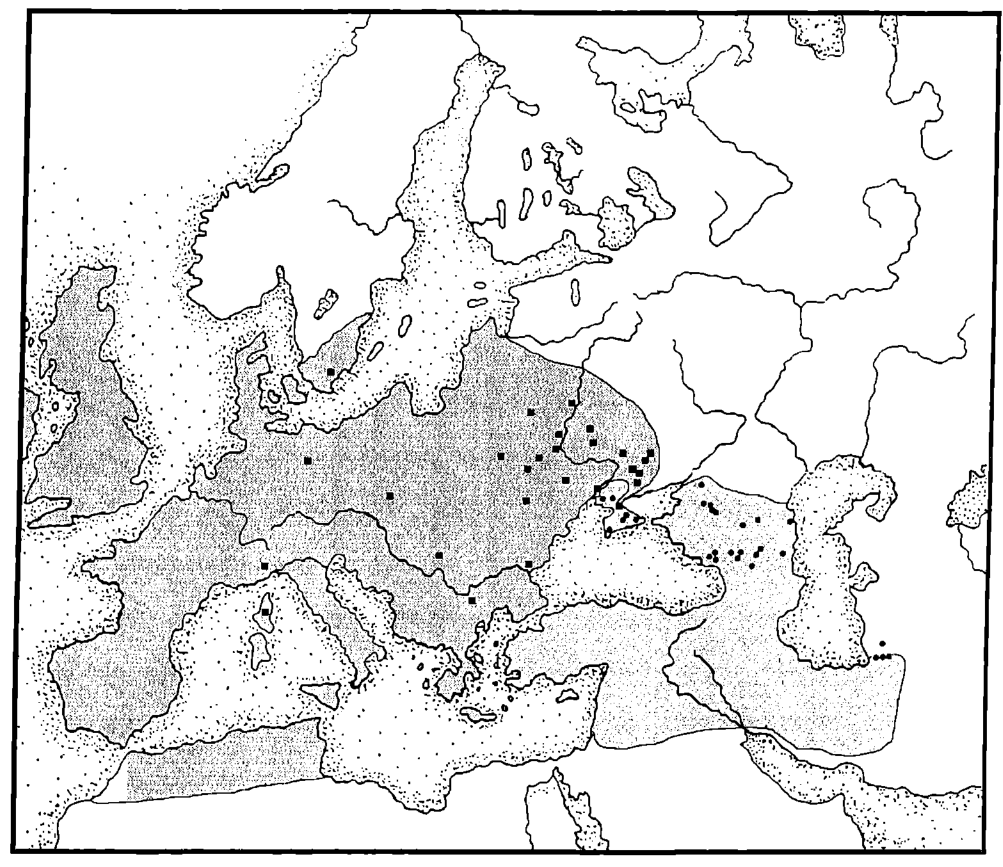


Рис. 2. Схема ареалов лесной *Sylvaemus sylvaticus* (квадратики) и степной *S. arianus* (кружки) мышей. Локализация условных обозначений дается в соответствии с местами выборок, использованных автором ревизии.

Fig.2. Geographic disribution of *Sylvaemus sylvaticus* (circles) and *S. arianus* (squares)/ Localisations gives according to saples used in the investigation.

тянутое грудное пятно. Короткая диастема (6,6—7,6 мм) при непропорционально длинном резцовом отверстии (5,0—6,0 мм), заходящим за условную линию, соединяющую передние края M[1]. Коронарная длина верхних коренных 3,7—4,0 мм. Лобно-теменной шов имеет форму угла. Задненебная вырезка закругленной формы. Длина слуховых барабанов от 4 до 4,8 мм. Полная выраженность tb[9] на M[2].

Замечания по систематике. Исследования аллозимной изменчивости лесной мыши Средиземноморья показали наличие диагностических локусов для мышей Корсики (Benmehdi et al., 1980) и Северной Африки (Filippucci, 1993), отличающих их от номинативной лесной мыши. К этому следует добавить некоторые особенности морфологии мышей Корсики, прежде всего доминирование мышей с пятью корнями на M[1] (Libois et al., 1993). Эти обстоятельства предполагают, что в Средиземноморье существует несколько изолированных форм, формально достигающих статуса видов, что в перспективе позволяют рассматривать *S. sylvaticus* в качестве группы видов.

В. Н. Орлов с соавторами (1996) на основании географических особенностей изменчивости гетерохроматина разделили данный вид в Европе на два парапатрических *S. sylvaticus* и *S. vohlynensis*, граница между которыми проходит по Центральной Европе. Видовой статус этих форм представляется необоснованым. Во-первых, необходимо доказать, что изменчивость гетерохроматина по ареалу имеет ***генетическую*** природу; во-вторых, провести исследование

в местах парапатрии и определить характер взаимоотношений гетерохроматиновых форм в местах их пространственного совмещения (интрогрессивная или ограниченная гибридизация, репродуктивная изоляция или плавный переход одной гетерохромативновой формы в другую); в-третьих, найти диагностические морфологические признаки, подтверждающие генетическую дискретность предлагаемых новых видов на фенотипическом уровне. Кроме того, в принципе поддерживая концептуально мнение В.Н. Орлова с соавторами (1996) о том, что многообразие лесных мышей рода *Sylvaemus* не укладывается в "прокрустово ложе" имеющейся номенклатуры, автор данной публикации не может в принципе согласиться с таксономической схемой, предложенной авторами цитируемой публикации. Так, нелогично использовать два двойных названия для одного и того же таксона. Например, лесная мышь, отловленная в Подмосковье, по предложенной авторами (Орлов и др., 1996) системе, будет называться как *S. uralensis,* так и *S. mosquensis.*

Географическое распространение. Ареал этого вида охватывает Северную Африку, Западную, Северную и Южную Европу. Восточная граница проходит в Восточной Европе по Литве, Белоруссии, Украине и областям Центральной России (рис. 2).

Sylvaemus alpicola (Heinrich, 1952) — альпийская мышь
Apodemus flavicollis alpicola Heinrich, 1952

Диагноз. Мышь размерами выше среднего (100—110 мм). Хвост длиннее тела. Длина задней ступни 21,5—24 мм. Грудное пятно имеет вид продолговатого мазка. Длинная диастема (7,8—8,8 мм) при пропорционально длинном резцовом отверстии (5,3—6,4 мм), незаходящим за передний край M^1. Коронарная длина верхнего ряда коренных зубов (3,8—4,2 мм). Лобно-теменной шов имеет форму угла. Задненебная вырезка закругленной формы. Длина слуховых барабанов 4,0—4,6 мм. Частично редуцированный tb_9 на M^2.

Замечание по систематике. Вид является промежуточным звеном между *S. tauricus* и *S. sylvaticus.* Это положение подтверждается не только особенностями морфологии, но и на генетическом уровне. По критерию генетической дистанции вид оказался несколько ближе к *S. sylvaticus*, но по качественному составу видоспецифических аллельных генов — к *S. tauricus* (Vogel et al., 1992).

Географическое распространение. Вид альпийских лугов Альп Австрии, Швейцарии, Италии и Германии (рис. 3). Попытки идентифицировать этот вид в коллекционных сборах из Восточных Карпат не увенчались успехом.

Группа видов "*tauricus*"

Включает два вида *S. tauricus* и *S. ponticus.* Основанием для систематического сближения является отсутствие чёткого индивидуального морфологического диагноза и замещающая структура ареалов. Виды характеризуются: *самыми крупными для подрода размерами (100—120 мм), хвостом длиннее тела, хорошо выраженным грудным пятном округлой формы, относительно короткими резцовыми отверстиями, не доходящими до края передних коренных, лобно-теменным швом в форме угла, закругленной заднетеменной вырезкой, крупными слуховыми барабанами свыше 5 мм и редуцированным tb^9 на M^2.* К данной группе весьма близки *S. alpicola* и *S. hyrcanicus.*

Sylvaemus tauricus (Pallas, 1811) — желтогорлая мышь
Mus sylvaticus tauricus Pallas, 1811; *Mus flavicollis* Melchior, 1834; *Apodemus tauricus samariensis* Ognev, 1922

Диагноз. Самый крупный представитель подрода (в пределах 120-140 мм). Длина задней ступни 24—27 мм. Грудное пятно округлой формы с тенденцией выхода на плечи. Коронарная длина зубного ряда 4,1—4,4 мм. Двойной электрофоретический спектр альбумина с меньшей у доминирующей фракции

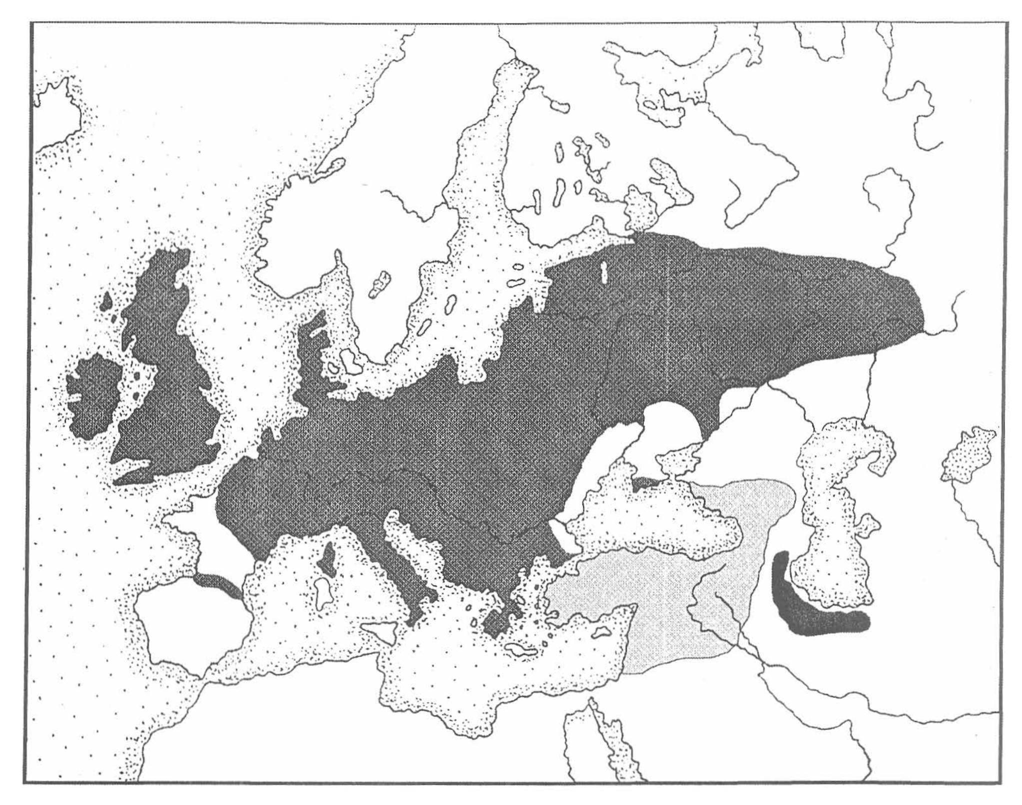


Рис. 3. Схема ареалов желтогорлой *Sylvaemus tauricus* (заполнение с преобладанием черного цвета), понтийской S. ponticus (заполнение с преобладанием белого цвета), гирканской *S. hyrcanicus* (заполнение черного цвета).

Fig. 3. Geographic distribution of *Sylvaemus tauricus* (white colour dominates) and *S. ponticus* (blac colour dominates)

подвижностью. Аутосомы у данного вида несут исключительно прицентромерные блоки гетерохроматина.

Географическое распространение. Ареал охватывает зону широколиственных лесов Европы от Пиринеев до южного Урала в том числе и Крым (рис. 3).

Sylvaemus ponticus Sviridenko, 1936 — понтийская мышь

Sylvaemus tauricus ponticus Sviridenko, 1936; *Sylvaemus fulvipectus saxatilis* Sviridenko, 1936; *Apodemus tauricus brevicauda* Argyropulo, 1941; *Apodemus tauricus parvus* Argyropulo, 1941; *Apodemus tauricus argyropuloi* Heptner, 1948.

Диагноз. Крупная мышь (до 120 мм). Длина задней ступни 22,5–25,0 мм. Горловое пятно четко очерченной округлой формы. Резцовые отверстия не доходят до края верхних коренных зубов (5,0–5,5 мм при ширине от 1,9 мм). Коронарная длина ряда верхних коренных в пределах 3,9–4,1 мм. Спектр альбумина представлен стандартным для рода электрофоретическим вариантом. На одной из средних пар хромосом имеются крупные теломерные блоки гетерохроматина.

Географическое распространение. Широколиственные леса Кавказа и Закавказья, Малой и Передней Азии (рис. 3).

Sylvaemus hyrcanicus (Vorontzov, Boyeskorov et Mezhzherin, 1992) — талышская мышь

Apodemus (Sylvaemus) hyrcanicus Vorontzov, Boyeskorov et Mezhzherin, 1992

Диагноз. Длина тела 95–106,7 мм. Задней ступни — 22,5–24,7 мм. Хвост равен длине тела. Тусклое пятно на груди с нечеткой границей имеет размы-

тую округлую форму (при продолжительном хранении шкурки пятно выгорает). Кондилобазальная длина черепа более 24,6–26,5 мм. Характеризуется относительно небольшими резцовыми отверстиями (при максимальной длине до 5,1 мм и при ширине до 2 мм). Длина верхних коренных зубов от 3,9 до 4,1 мм. Лобно-теменной шов в виде полудуги. Задненебная вырезка закругленной формы.

Замечания по систематике. Несмотря на то, что данный вид представляется викарирующим по отношению к *S. ponticus,* он имеет хороший морфологический диагноз и ряд надежных биохимических маркеров, что заставляет рассматривать его вне группы видов "*tauricus*".

Географическое распространение. В настоящее время известна только из Талыша (рис. 3). Коллекционные сборы вида весьма немногочисленны. Наряду с типовыми экземплярами, хранящимися в Зоомузее МГУ, автору известны только сборы Л. М. Писаревой из окрестностей с. Алексеевка Ленкоранского р-на Азербайджана (Зоомузей КГУ).

Sylvaemus arianus (Blanford, 1881) — степная мышь

Mus arianus Blanford, 1881; *Sylvaemus sylvaticus fulvipectus* Ognev, 1924; *Mus (Sylvimus) sylvaticus chorassanicus* Ognev et Heptner, 1928; *Sylvaemus fulvipectus planicola* Sviridenko, 1936; *Apodemus falzfeini* Mezhzherin et Zagorodnyuk, 1989; *Apodemus hermonensis* Filippucci, Simson et Nevo, 1992.

Замечания по таксономии. Традиционно азиатская в том числе и закавказская лесная мышь именовалась как *Apodemus sylvaticus arianus* (Россиков,

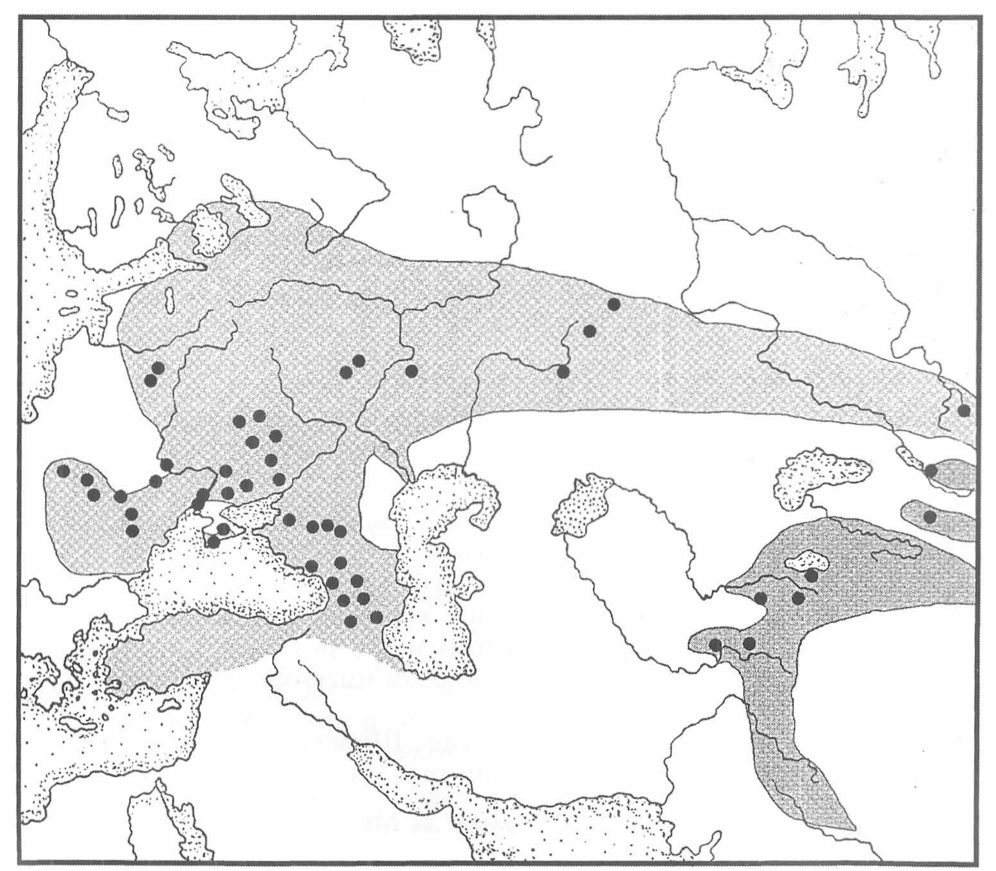


Рис. 4. Схема ареала малой мыши *Sylvaemus uralensis*. Принцип обозначения тот же, что и на рис. 2. Более насыщенное наполнение отражает ареал центральноазиатских горных алловидов.

Fig. 4. Geographic disribution of *Sylvaemus uralensis*.

1908; Виноградов, 1916 и др). С. И. Огневым (1924) для Северного Кавказа был описан *Sylvaemus sylvaticus fulvipectus* Ognev, 1924. По описанию отличительными признаками этого таксона была более темная окраска меха боков. На современном уровне знаний этот признак не является существенным для придания географической форме статуса таксона. Кроме того, биохимическое генное маркирование лесных мышей традиционного подвида *S. s. arianus* северного Ирана (Darviche et al., 1979) показывает принципиальную генстическую идентичность с лесными мышами таксонов *S. fulvipectus* и *S. falzfeini,* описанных с Большого Кавказа и таврических степей.

Диагноз. Мышь небольшого размера (до 100 мм). Хвост длиннее тела. Длина задней ступни до 23,5 мм. Грудное пятно в виде длинного мазка (иногда на Кавказе встречаются мыши с непрерывным пятном по всему брюху). Череп высокий. Резцовые отверстия короткие (обычно до 5 мм) при этом достаточно широкие (до 2 мм) с достаточно массивной перегородкой. Длина верхнего ряда коренных зубов от 3,6 до 4,0 мм. Лобно-теменной шов имеет форму дуги. Носовые кости короткие и широкие. Задненебная вырезка характерной квадратной формы. Полная выраженность tb_9 на M^2.

Замечания по систематике. В последних сводках (Musser, Carleton, 1993; Павлинов и др., 1995) в качестве самостоятельного вида наряду с *S. fulvipectus* дается и *S. arianus.* Выделение нового вида может быть признано корректным при наличии диагноза и описания. Однако специальные публикации, обосновывающие разделение *S. fulvipectus — S. arianus* на видовом уровне, не сделаны. Малые размеры и отсутствие выраженного грудного пятна, указанные при описании подвида *A. s. arianus* (Blandford, 1881) и выделяемые в качестве ключевых признаков в определительных таблицах (Павлинов и др., 1995), не могут быть признанными достаточными. Кроме того, этот диагноз не только входит в диагноз *S. uralensis*, но даже не дифференцирует светлобрюхих представителей рода *Mus*, обитающих в Иране, от видов *Sylvaemus.* Кроме того, у молодых *S. arianus =S. fulvipectus* грудное пятно выражено очень слабо, а потому в описании могло и отсутствовать. Последнее обстоятельство особенно важно для белобрюхих лесных мышей Средней Азии, у которых выраженность пятна существенно слабее, чем у кавказских видов.

Вид *S. hermonensis*, описанный из Израиля, здесь сводится в синонимы *S. arianus.* Основаниями для такого решения служат морфологическое сходство, а также необычайная узость и неопределенность границ ареала этого вида на фоне широкого распространения *S. arianus* в Малой Азии и Иране. Не исключено, что данный таксон будет позднее выделен в качестве алловида в составе группы видов "*arianus*".

Географическое распространение. На территории бывшего СССР ареал охватывает: левобережную Херсонщину, Крым, Донские степи (Сальские степи), восточную часть Северного Кавказа с уходом в горы, Закавказье, горы Туркмении (Копет-Даг, Большой Балхан). Имеются достоверные данные о находке вида в Турции (Zima, Macholan, 1994) и Северном Иране (Darviche et al., 1979). По-видимому, вид занимает всю Ирано-Переднеазиатскую часть классического ареала лесной мыши.

Группа видов "*uralensis*"

Виды, генетическая дискретность которых проявляется на уровне биохимических генных маркеров, имеют замещающие ареалы и неопределенные морфологические диагнозы. Характеризуются следующими общими признаками: *небольшими до средних размерами тела (до 100 мм), хвостом короче тела, короткой задней ступней 17—22,5 мм, отсутствием грудного пятна, уплощенным черепом, короткими резцовыми отверстиями с тонкой перегородкой, лобно-теме-*

нным швом, имеющим форму угла, задненебной вырезкой округлой формы, узкими носовыми костями, выраженностью tb_9 на M^2.

Sylvaemus uralensis (Pallas, 1811) — малая мышь

Mus sylvaticus uralensis Pallas 1811; ? *Mus tokmak* Severtzov 1873; ? *Apodemus microtis* Miller 1912; *Mus sylvaticus mosquensis* Ognev 1913; ? *Apodemus balchaschensis Kashkarov 1922; Sylvaemus sylvaticus ciscaucasicus* Ognev 1924; *Sylvaemus sylvaticus baessleri* Dahl 1929; *Apodemus microps* Kratochvil et Rosicky 1952.

Диагноз. Мышь мелких размеров (до 95 мм). С относительно контрастным белым брюхом (за исключением мышей из крайне западной части ареала, где у мышей явно более тусклая окраска брюха). Обычно длина верхнего ряда коренных зубов от 3,2 до 3,5 мм.

Замечания по систематике. До сих пор не установлен статус северо- (*S. uralensis tokmak*) и южнотяньшанских (*S. uralensis* ssp.) лесных мышей. Вполне возможен их самостоятельный статус в пределах *S. uralensis* s. lato.

В. Н. Орлов с соавторами (1996) на основании географических особенностей изменчивости гетерохроматина для начала разделил *S. uralensis* на два парапатрических *S. ciscaucasicus* и *S. mosquensis*. По моему мнению, появление этих таксонов в ранге видов не обосновано по тем же причинам, что и выделение новых видов в пределах европейского вида *S. sylvaticus* L.

Географическое распространение. Наряду с традиционным ареалом *S. microps* в Центральной Европе, ареал номинативной формы *S. uralensis* s. str. охватывает: восточную Украину, горный и небольшую часть равнинного Крыма, северо-восток Белоруссии, часть территории Эстонии и Латвии, в России: Нечерноземье вплоть до Урала, Западную Сибирь и Западный Казахстан, Северный и Большой Кавказ, республики Закавказья и Турцию. Находки вида в северном Иране вполне вероятны, но не подтверждены.

Sylvaemus kastschenkoi (Kuznetzov, 1932) — мышь Кащенко
Apodemus sylvaticus kastchenkoi Kuznetzov, 1932

Замечания по таксономии. Традиционно считалось, что описание таксона "*tscherga*" сделано Н. Ф. Кащенко по сборной серии, состоящей из классических видов *Apodemus sylvaticus* и *A. peninsulae*. Подробная морфометрия мышей этой серии у Н .Ф. Кащенко (1902) показывает, что она состоит исключительно из особей *Al. major* разного возраста. Поэтому автор признает правильной позицию Б. А. Кузнецова (1932), заново описавшего алтайскую лесную мышь в качестве самостоятельного таксона.

Диагноз. Тускло окрашенные мелкие мыши (75—98 мм) с серым брюхом иногда с желтым налетом и белыми депигментированными пятнами. Длина верхних коренных 3,3—3,8 мм.

Замечания по систематике. Вполне возможна идентичность алтайских мышей с восточноказахстанскими подвидами: *S. uralensis microtis, S. uralensis tokmak, S. uralensis balcha-schensis.*

Географическое распространение. При современной трактовке границ таксона вид обитает на Алтае и возможно в Западной Сибири.

Sylvaemus pallipes (Barret-Hamilton, 1900) — афганская мышь
Mus sylvaticus pallipes Barret-Hamilton, 1900

Замечания по таксономии. Описание подвида Mus sylvaticus pallipes дано по экземпляру без промеров тела, шкурка которого с обломанным хвостом и без черепа хранится в Британском Музее Естественной Истории. Состояние экземпляра настолько плохое, что тип не может быть идентифицирован даже как представитель рода *Sylvaemus*. Тем не менее, на современном уровне знаний во избежание дискуссий следует сохранить традиционное название.

Диагноз. Ярко окрашенные мыши со средними для рода (до 105 мм) размерами тела, рыжеватой окраской меха спины при резко контрастирующим белом брюхе. Длина верхнего ряда коренных от 3,6 до 4 мм.

Замечания по систематике. Не ясны взаимоотношения с южнотяньшанскими мышами, также характеризующимися крупными размерами тела, но в отличие от памиро-алайского вида, имеющими явно более тусклую окраску.

Географическое распространение. Таджикистан (Памиро-Алай, Западный Памир), Афганистан, Пакистан.

Подрод *Karstomys* Martino, 1939

В роде два вида, образующих группу видов "*mystacinus*".

Группа видов "*mystacinus*".

Объединяет два вида. Характеризуется: *крупными для рода размерами тела, серебристой окраской меха спины, резко обрезанной скуловой площадкой; обязательной выраженностью заднего цингулюма — tb*[12].

Sylvaemus mystacinus (Danford et Alston, 1877) — малоазиатская мышь

Apodemus mystacinus euxinus G. Allen, 1915.

Диагноз. Кондилобазальная длина черепа 25—27 мм, длина ряда коренных от 4.3 до 4.7 мм, слуховых барабанов 4,3—5,0 мм.

Промеры черепа. Кондилобазальная длина черепа 26,5 (25—27,8) мм; высота черепа 10,2 (9,8—10,5) мм; ширина черепа 14,2 (13,6—14,7) мм; ширина межглазничного сужения 4,4 (4,3-4,6) мм; длина верхних коренных 4,5 (4,3—4,7) мм; длина слуховых барабанов 4,7 (4,3—5) мм; длина резцовых отверстий 6,33 (5,3—7) мм (промеры сделаны по материалам из Западного Закавказья).

Географическое распространение. Западное Закавказье, Малая и Передняя Азия. В Зоологическом музее Института зоологии НАНУ имеется сенсационный экземпляр, этикетированный Талышом.

Sylvaemus epimelas (Nehring, 1902) stat. n — балканская мышь
Apodemus krkensis Miric, 1968

Диагноз. Кондилобазальная длина черепа 27,5—29,5 мм, длина ряда коренных от 4,7 до 5,2 мм, слуховых барабанов 4,8—5,4 мм.

Промеры черепа. Кондилобазальная длина черепа 27,6 (25,4—29,2) мм; высота черепа 10,7 (10—11,3) мм; ширина черепа 14,7 (13,8—15,4) мм; ширина межглазничного сужения 4,6 (4,2—4,9) мм; длина верхних коренных 4,9 (4,7-5,2) мм; длина слуховых барабанов 5,1 (4,8—5,4) мм; длина резцовых отверстий 6,81 (5,9-7,6) мм (промеры сделаны на мышах из Болгарии, Греции и бывшей Югославии).

Замечания по систематике. Основаниями для видового обособления кроме существенных морфологических различий, связанных с уменьшениями размеров на всей азиатской части ареала, являются и данные, подтверждающие генетическую разнокачественность этого вида. Прежде всего, это в сравнении с представителями номинативного подрода несоответствие набора диагностических локусов у азиатских и европейских *S. mystacinus* s. l. (см. Межжерин и др., 1992).

Географическое распространение. Балканский п-ов и о-ва Эгейского моря.

Алтухов Ю. П. Популяционный и типологический аспекты видообразования // Современные проблемы теории эволюции. — М.: Наука, 1993. — С. 5-16.

Виноградов Б. С. К познанию грызунов Закавказья // Записки Кавказ. музея. Сер. А. — 1916. — № 3. — С. 1—27.

Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И., Гептнер В. Г. Грызуны Средней Азии.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. — 228 с.

Воронцов Н. Н., Боескоров Г. Г., Межжерин С. В., Ляпунова Е. А., Кандауров А. С. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*) // Зоол. журн. — 1992. — **71**, № 2. — С. 119–131.

Воронцов Н. Н., Межжерин С. В., Боескоров Г. Г., Ляпунова Е. А. Генетическая дифференциация видов-двойников лесных мышей (*Sylvaemus*) Кавказа и их диагностика // Докл. АН СССР. — 1989. — **309**, №5. — С. 1234–1238.

Воронцов Н. Н., Бекасова Т.С., Крал Б., Коробицина К. В., Иваницкая Е. Ю. О видовой принадлежности азиатских лесных мышей рода *Apodemus* Сибири и Дальнего Востока // Зоол. журн. — 1977. — **56**, № 3. — С. 437–442.

Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. — Санкт-Петербург: Наука, 1995. — 520 с.

Кащенко Н. Ф. Млекопитающие, собранные Алтайской экспедицией П. Г. Игнатьева в 1901 году // Ежегодник Зоол. Музея Импер. Акад. Наук. — 1902. — **7**. — С. 289–32.

Козловский А. И., Наджафова Р. С., Булатова Н. Ш. Цитогенетический хиатус между симпатрическими формами лесных мышей Азербайджана // Докл. АН СССР. — 1990. — **315**, № 1. — С. 219–222.

Кузнецов Б. А. Грызуны Семипалатинского округа Казахстана // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1932. -- **41**, вып. 1. — С. 60–120.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968. — 597 с.

Межжерин С. В. Генетическая дивергенция лесных мышей подрода *Sylvimus* // Докл. АН СССР. — 1987. — **286**, № 5. — С. 1255–1257.

Межжерин С. В. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция лесных мышей подрода *Sylvaemus* (Ognev et Vorobiev) // Генетика. — 1990. — **26**, № 8. — С. 1046–1054.

Межжерин С. В. О видовой самостоятельности *Apodemus (Sylvaemus) ponticus* (Rodentia, Muridae) // Вестн. зоологии. — 1991. — № 6. — С. 34–40.

Межжерин С. В. Лесные мыши рода *Sylvaemus* Ognev et Vorobiev, 1924 фауны Украины // Млекопитающие Украины. — Киев : Наук. думка, 1993. — С. 55–62.

Межжерин С. В. Генетические связи и видовая принадлежность лесной мыши (Rodentia, Muridae, *Sylvaemus*) Памиро-Алая // Известия РАН. Сер. биол. — 1996. — № 1. — С. 30–38.

Межжерин С. В. Генетическая дифференциация и филогенетические связи мышей — Muridae Палеарктики // Генетика. 1997. Т. 33. №1. С. 78–86.

Межжерин С. В., Боескоров Г. Г., Воронцов Н. Н. Генетические связи европейских и закавказских мышей рода *Apodemus* // Генетика — 1992. —**28**, № 11. — С. 111–121.

Межжерин С. В., Загороднюк И. В. Новый вид мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Вестн. зоологии. — 1989. — № 4. — С. 55–59.

Межжерин С. В., Зыков А. Е. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция лесных мышей рода *Apodemus* s.lato // Цитология и генетика. — 1991. — **25**, № 4. — С. 51–59.

Межжерин С. В., Лашкова Е. И. Диагностика, географическая изменчивость и распространение двух близких видов мышей *Sylvaemus sylvaticus* и *S. flavicollis* (Rodentia, Muridae) в области их совместного обитания // Вестн. зоологии. — 1992. — № 3. — С. 33–41.

Межжерин С. В., Михайленко А. Г. О видовой принадлежности *Apodemus sylvaticus tscherga* (Rodentia, Muridae) Алтая // Вестн. зоологии. — 1991. — № 3. — С.35–45.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Кузнецова И. А. Биохимическая изменчивость и генетическая дивергенция полевок Arvicolidae Палеарктики. Подземные полевки подрода *Terricola*, настоящие лемминги *Lemmus* Link, 1795, копытные лемминги *Dicrostonyx* Gloger, 1841, степные пеструшки *Lagurus* Gloger, 1842, слепушонки *Ellobius* Fischer von Waldhein, 1814 // Генетика. — 1995. — **31**, № 6. — С.788–797.

Наджафова Р. С. Таксономия и родственные связи видов семейства Muridae Восточного Закавказья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М.: ИЭМЭЖ, 1989. — 24 с.

Огнев С. И. Грызуны Северного Кавказа. — Ростов-на-Дону, 1924. — 61 с.

Орлов В. Н., Козловский А. И., Наджафова Р. С., Булатова Н. Ш. Хромосомные диагнозы и место генетических таксонов в эволюционной классификации лесных мышей подрода *Sylvaemus* Европы (*Apodemus*, Muridae, Rodentia) // Зоол. журн. — 1996. — **75**, № 1. — С. 88–103.

Павлинов И. Я., Яхонтов Е. Л., Агаджанян А. К. Млекопитающие Евразии I. Rodentia. Систематико-географический справочник // Изд-во Московского ун-та. — 1995. — 425 с.

Россиков К. Н. Мыши и мышеобразные грызуны наиболее важные в хозяйственном отношении // Труды бюро по энтомологии. — 1908. — **7**, № 3. — 133 С.

Benmehdi F., Britton-Davidian J., Thaler L. Premier apport de la genetique biochimique des population a la systematique des mulots de France continentale et de Corse // Biochem. Syst. Ecol. — 1980. — **8**, № 2. — P. 309–315.

Britton-Davidian J., Vahdati M., Benmehdi F., Gros P., NanceV., Croset H., Guerassimov S., Triantaphyllidis C. Genetic differentiation in four species of *Apodemus* from Southern Europe: *A. flavicollis*, *A. agrarius* and *A. mystacinus* (Muridae, Rodentia) // Z. Säugetierkunde. — 1991. — **56**, № 1. — S. 25–33.

Cracraft J. Species concepts and speciation analysis // Current Ornithology. N.Y.: Plenum press, 1983. — **1**. — P. 159–187.

Csaikl F. Die Bedeutung von Isoenzymuntersuchungen for Systematic und Taxonomie der Untergattung

Sylvaemus (Rod., Mur., *Apodemus*) // BFB-Bericht, 1983. — **47.** — S. 225–237.

Csaikl F., Engel W., Schmidtke J. On the biochemical systematics of three *Apodemus* species // Comp. Biochem. Physiol. — 1980. — **65B**. — P. 411–414.

Darviche D., Benmehdi F., Britton-Davidian J., Thaler L. Donnees preliminares sur la systematique biochimique des genres *Mus* et *Apodemus* en Iran // Mammalia. — 1979. — **43**, № 3. — P. 427–430.

Engel W., Vogel W., Voiculescu I., Ropers H.H., Zenzes M.T., Bender K. Cytogenetic and biochemical differences between *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis*, possibly responsible for the failure to interbreed // Comp. Biochem. Physiol. — 1973. — **44B**. — P. 1165–1173.

Filippucci M. G. Allozyme variation and divergence among European, Middle Eastern, and North African species of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Isr. J. Zool. — 1993. — **38**, № 2. — P. 193–218.

Filippucci M. G., Simson S., Nevo E. Evolutionary biology of the genus *Apodemus* Kaup, 1829 in Israel. Allozymic and biometric analyses with description of a new species: *Apodemus hermonensis* (Rodentia, Muridae) // Boll. Zool. — 1989. — **56**, № 2. — P. 361–376.

Gebczynski M., Nielsen J. T., Simonsen V. An electrophoretic comparison between three sympatric species of rodents from Jutland, Denmark // Hereditas, 1986. — **104**, N1. — P. 55–59.

Gemmeke H. Proteinvariation und taxonomik in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia) // Z. Säugetierkunde. — 1980. — **45**, H 3. — S. 438–468.

Gemmeke H. Proteinvariation bei Zweigwaldmausen (*Apodemus microps* Kratochvil und Rosicky, 1952) // Z. Säugetierkunde. — 1983. — **48**, H 1. — S. 33–38.

Hartl G. B., Suchentrunk F., Willing R., Markowski J., Ansorge H. Inconsistency of biochemical evolutionary rates affecting allozyme divergence within the genus *Apodemus* (Muridae: Mammalia) // Biochem. Syst. Ecol. — 1992. — **20**, № 2. — P. 363–372.

Iskandar D., Bonhomme F. Variabilite electrophoretique totale a 11 loci structuraux chez les rongeurs murids (Muridae, Rodentia) // Can. J. Genet. Cytol. — 1984. — **26**, № 3. — P. 622–627.

Libois R., Fons R., Bordenave D. Mediterranean small mammals and insular syndrome: biometrical study of the long-tailed field mouse (*Apodemus sylvaticus*) (Rodentia-Muridae) of Corsica // Bonn. zool. Beitr. — 1993. — **44**, № 3–4. — S. 147–163

McKitrick M. C., Zink R. M. Species concepts in ornithology // Condor. — 1988. — **90**, № 1. — P. 1–14.

Musser G. G., Carleton M. D. Family Muridae. // Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference / Eds. Wilson D. E., Reeder D. A. M. — Washington and London Smiths. Inst. Press. — 1993. — P. 501–755.

Nadjafova R.S., Bulatova N. Sh., Chasovnikarova Z., Gerassimov S. Karyological differences between two Apodemus species in Bulgaria // Z. Saugetierkunde. — 1993. — **58**. — P. 232–239.

Nascetti G., Filippucci M. G. Variabilita'e divergenza genetica in popolazioni italiane di *Apodemus sylvaticus* e *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Muridae) // Recenti acquisizioni sul genre *Apodemus* in Italia. — Selvaggina. — 1984. — **9**. — P. 75–83.

Nei M. Molecular population genetics and evolution. — Amsterdam : North-Holland, 1975. — 275 p.

O'Hara R. J. Evolutionary history and the species problem // Amer. Zool. — 1994. **34**, № 1. — P.12–22.

Saitoh M., Matsuoka N., Obara Y. Biochemical systematics of three species of the japanese long-tailed field mice; *Apodemus speciosus, A. giliacus* and *A. argenteus* // Zool. Sci. — 1989. — **6**, № 5. — P. 1005–1018.

Storch G., Lütt O. Artstatus der Alpenwaldmaus, *Apodemus alpicola* Heinrich, 1952 // Z. Säugetierkunde. — 1989. — **54**, H2. — S. 337–346.

Vogel P., Maddalena T., Mabile A., Paquet G. Confirmation biochimique du statut specifique du mulot alpestre *Apodemus alpicola* Heinrich, 1952 (Mammalia, Rodentia) // Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. — 1992. — **80**. — P. 471–481.

Zima J., Macholan M. Karyotypic relationships of small mammals in Southeastern Europe and Asia Minor // Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde. — 68 Jahrestagung — Wien, 25. bis 29. — September 1994. —1994. — p. 52.